

日本産うどんこ病菌をめぐる最近の話題

——分類学的研究を中心に——

富山県立大学短期大学部 農業技術学科 生物生産専攻 ^さ佐 ^{とう}藤 ^{ゆき}幸 ^お生

はじめに

うどんこ病は、主要な植物病害の一つであり、通常は植物の葉、茎を白色粉状の菌叢で覆う特徴的な病徴を呈する。その結果、光合成能力の低下による生育不良や収穫期間の短縮などによる減収を招き、また花卉や果実に発生した場合には品質低下をもたらす、花木では開花しないなど商品価値を損ない、しばしば深刻な被害を生ずる。

本病菌は、培地上で人工培養できず、生きた植物体上でしか生存できない絶対寄生菌であること、本病菌の大多数の種は体構造の大部分が植物体表面に存在する外部寄生菌であることの2点で、通常の植物病原菌類とは異なる特異な菌群として知られている。

現実には、病徴が特徴的で、診断がしやすく、かつ防除薬剤がうどんこ病菌の属・種を問わず有効であることから、病原菌の詳細な観察や調査・研究がなくともすんできた、といえるであろう。確かに、実用的には、病徴からあるいは病原菌の簡単な観察で、うどんこ病として診断することは可能である。

しかし、最近の新発生うどんこ病の増加を考えると、その原因を考察し、防除対策を構築するためには、従来よりもより詳細な調査や試験、検討が必要である。また、うどんこ病を専門としている研究者が、必ずしも多くはない実情を考えると、多くの方々にうどんこ病菌に興味を持っていただいて、新たな研究の展開をはかって欲しいものと思う。

花き類のうどんこ病については、萩原 (1998 a, b)、植松・萩原 (1987) による本誌の優れた総説でもふれられているが、本稿では、うどんこ病菌とのつき合い方を念頭に置き、本病の多様な姿を、病徴発現の多様性、分類の枠組みと菌の同定、最近話題になった菌、今後の課題などについて話題提供し、うどんこ病研究の参考に供したい。

なお、最近のうどんこ病の新発生を含めた発生増加に

The Present Status and Subject of Taxonomical Study on the Powdery Mildew Fungi in Japan. By Yukio SATO

(キーワード: うどんこ病菌, 分類, 新発生うどんこ病, rDNA の ITS 領域, 系統解析, 遺伝子解析)

は、どんな要因が考えられるのかを探ることは重要な課題であるが、それぞれの宿主植物の栽培・生産および病害固有の背景があり、一概に論ずることは危険であることから、ここではふれなかった。

I うどんこ病の発生時期および病徴と標徴

うどんこ病は、通常は植物の葉、茎に発生するが、バラなどでは花卉、イチゴなどでは果実といった商品として重要な部位にも発生し、またヤシャブシ類では種子表面にも発生が認められる。うどんこ病が発生した部位は、通常表面を菌叢 (菌糸と分生子柄, 分生子) に覆われて白色粉状になり、葉や新梢での発生が激しい場合には、波打ったりねじれたり変形を生じ、観賞樹木などでは生育を損なうだけでなく、ハナミズキの場合のように開花が見られなくなる。また、草本・木本植物とも、早期落葉を起こして、生育期間や収穫期間が短縮する。

1 うどんこ病の発生時期

うどんこ病の発生時期と発生期間に関する調査は少なく、本間 (1981)、堀江・小林 (1983) と大野 (1975) の報告があるだけである。大野 (1975) は、神奈川県における樹木のうどんこ病についての調査から、発生の最盛期を中心にした発生時期として、春型、春夏型、夏型、夏秋型、秋型の五つの型を報告している。一方、本間 (1991) は、四国におけるうどんこ病菌の種類と発生時期との関係についてまとめ、概して秋に発生が多いが、通年型、春型、秋型、晩秋型に分けられるとしている。南北に長い日本の北と南では当然様子を異にすると考えられ、大野 (1975) と本間 (1991) の報告でも発生時期を異にする例が見られる。富山県での例を参考に、発生時期として気になるものをいくつか挙げてみたい。マサキやウバメガシなどのうどんこ病のように年中発生している例、せいぜいで5月中いっぱい発生であるユキヤナギうどんこ病の例、富山県では10月から翌年7月まで生育しているエンドウ自体に、うどんこ病の発生が6月から7月はじめまでと、極めて短期間だけ発生する例、レンゲの生育する秋から翌年の5月いっぱい発生するレンゲうどんこ病の例と、いろいろな例を挙げるができる。しかし一般には、夏の終わりから発生し、短期間に病勢を拡大して終息する例が多いのではないだ

ろうか。また、ヨモギうどんこ病のように、春早くから発生し始め、梅雨を越して、夏にはいったん終息傾向にあり、秋に入るとまた息を吹き返して発病を広げ、晩秋に閉子のう殻を形成するといった発生経過をたどるものも多い。当然、温室内では野外とは様子を異にし、周年発生もあると考えられる。

2 うどんこ病の病徴

本病の病徴は、典型的には白色粉状である。この特徴的な病徴のゆえに診断が容易な病害の一つとされ、肉眼による診断でも誤診されることは少ない。しかし、本病の病徴は発生ステージによって変化し、菌叢がいつも白色粉状を呈するわけではなく、灰褐色や茶褐色を呈したりあるいは菌叢が消失しかかったりすることもあり、発生を見逃すことも少なくない。

一方で、葉の変形、病斑部の黄化、褐変あるいは紫色化、グリーンアイランド形成（病斑部が緑色を保ち周辺部が退色・黄化）などのように、植物体の異常からうどんこ病の発生に気づくことがある。ウワミズザクラうどんこ病では、葉や新梢が変形するし、マメガキうどんこ病のように、病斑部が黒褐色を呈し、むしろ黒渋病と呼んだほうがいいような病徴を呈したり、あるいはカシ類の紫かび病のように葉裏に紫褐色の厚めの特徴的な菌叢を生ずることもある。このほかにマテバシうどんこ病やカシ類紫かび病などでは、表側から見たときの病斑部の顕著な黄化や葉のゆがみによって気づくことがしばしばある。また、シデ類のうどんこ病や *Uncinuliella simulans* (SALMON) ZHENG & CHEN var. *simulans* によるノイバラうどんこ病のように、菌叢が薄く必ずしも典型的な白色粉状を呈しないために見逃しやすいものがある。このような場合には、病斑部を斜めに見ると、菌叢が見やすくなり、本病と診断できることがある。病斑に直接光線が当たると反射して見にくい場合や、むしろ薄明かりか薄日が射した病斑のほうが見つけやすい場合など、光線の加減と関係して、必ずしも晴天の日に発見しやすいわけではない。

3 閉子のう殻からの診断

ところで、閉子のう殻の形成が本病の診断に結びつくことも少なくない。白色粉状の菌叢上に形成される閉子のう殻は、発見しやすく、カシ類に発生する *Erysiphe gracilis* ZHENG & CHEN は白色の菌叢上に閉子のう殻をびっしりと作る。また、葉の裏に発生する *Phyllactinia* 属菌によるうどんこ病は、閉子のう殻が他のうどんこ病菌に比べて格段に大きく、見つけやすかつルーペを用いれば本属菌と診断するのも容易なくらいである。また、シデ属植物のうどんこ病は、菌叢は薄い閉子のう殻が

びっしりと形成されることで見つけやすい。

閉子のう殻を形成する時期の菌叢は、多くの場合、必ずしも白色ではなく灰褐色であったり、消失しかかったりしており、慣れないうちはルーペによりしっかり観察する必要がある。一方で、最近発見されたカマツカうどんこ病（佐藤ら、1996）は、主に葉の裏に発生するが、肉眼では菌叢はほとんど認めがたい。本病はたまたま他の病害による病斑をルーペで見ている間に閉子のう殻を認めたことから発見した病気である。その後は、カマツカを見つるごとにうどんこ病の発生を確認している。同様な例に、ヒュウガミズキうどんこ病（佐藤・堀江、1998）がある。これは、最初、激しい雨の中、高尾森林公園で採集したが、たまたまルーペで覗いた1枚の葉の裏側に閉子のう殻を見つけたことが発端だった。周辺の葉をたくさん探したがその葉以外は見つからず、翌日晴れ上がった神代植物公園で、わずかに葉縁が白色を呈し閉子のう殻を形成した材料を多数入手することができた。本うどんこ病は、粉状というまでにはいかないが白色を呈し、わかってしまえば確かにうどんこ病らしい病徴であったが、わかりにくい病徴の一つには違いないと思う。これら二つの例のように、葉の裏側あるいは毛が多い葉に発生する場合には、毛耳や光沢のせいでも菌叢を認めがたいこともあり、このような場合にはルーペの使用や形成されている閉子のう殻が発見につながる。

4 閉子のう殻の形成状況

うどんこ病菌は、主として閉子のう殻世代の形態的特徴によって、同定・分類される。したがって、閉子のう殻を発見することが病原菌の同定には重要である。閉子のう殻の形成状況は、うどんこ病菌の種類あるいは宿主植物によって大きく異なる。一般に、閉子のう殻は、分生子形成が盛んな季節（時期）あるいは菌の生育ステージでは形成されず、分生子形成が貧弱になってから形成されることが多い。つまり、一般に閉子のう殻は、秋に形成されることが多い。しかし、カモジグサやオオムギうどんこ病菌 (*Blumeria graminis* (DC.) Speer) のように春先に形成する場合、ユキヤナギ、シモツケなどのうどんこ病菌のように夏前に形成する場合、あるいはキョウガノコやコゴメウツギのうどんこ病菌のように、夏前と秋に形成するものもある（堀江・小林、1983；大野、1984；佐藤・野澤、1988）。

閉子のう殻の形成場所は、通常は葉である。いずれの植物上でも、*Phyllactinia* 属菌は時期が来れば閉子のう殻を見つけやすく、葉の裏や葉柄上に形成している。これに対して、ユキヤナギうどんこ病のように葉に菌叢が認められても閉子のう殻形成はほとんど見られず、むしろ

ろ新梢で形成が認められるものがあり、キュウリやオナモミうどんこ病のように閉子のう殻の形成がまれな場合には、葉縁の病斑部に注目して探してみる。ランンキュラスうどんこ病では、閉子のう殻は地際部の茎にわずかに形成する。コナラなどの葉に発生する *Uncinula septata* SALMON は、葉の裏側に閉子のう殻を形成するが、白色の菌叢をほとんど認めない。また、閉子のう殻は多くの場合菌叢の上に形成されるが、ユキヤナギやコゴメウツギうどんこ病のように比較的厚ぼったい菌叢内に埋生する場合には見つけにくい。時には昆虫の糞やうどんこ病菌への寄生菌の柄子殻にだまされることもある。

表-1 うどんこ病菌の属数と種数

	BRAUN (1986)	郑・余 (1986)	HOMMA (1937)	大谷 (1988)	野村 (1997)
属数	18	18	11	14	14
種数	442	241	74	166	199

表-2 うどんこ病菌の各属の種数

Powdery mildew fungi	BRAUN (1987)	郑・余 (1987)	HOMMA (1937)	大谷 (1988)	野村 (1997)
<i>Cystotheca</i>	3	2	2	2	2
<i>Sphaerotheca</i>	50	22	6	21	25
<i>Podosphaera</i>	12	6	4	8	8
<i>Erysiphe</i>	102	56	7	27	38
<i>Setoerysiphe</i>	1			1	1
<i>Blumeria</i>	1	1		1	1
<i>Brasiliomyces</i>	3				
<i>Microsphaera</i>	125	39	17	48	52
<i>Medusosphaera</i>	1	1			
<i>Arthrocladiella</i>	1	1			
<i>Savadaea</i>	5	6	3	3	4
<i>Uncinula</i>	81	44	23	29	32
<i>Uncinuliella</i>	4	3		2	2
<i>Bulbouncinula</i>	1	1			
<i>Typhulochaeta</i>	4	2	1	1	1
<i>Leveillula</i>	8	14	1	1	1
<i>Pleochaeta</i>	5	2	1	1	1
<i>Phyllactinia</i>	23	32	9	10	14
種数の合計	442	241	74	166	199

* 他に郑・余(1987)では、*Trichocladiella* 属8種、*Furcunculula* 属1種が記載されている。

II うどんこ病菌の分類

うどんこ病菌の分類学的体系化は、世界で初めてうどんこ病菌のモノグラフを作った SALMON (1900) に始まる。ついで JACZEWSKII (1927) が詳細な検討を行い、POLLACI (1911) や BLUMER (1933) がヨーロッパを中心にした地誌的・分類学的研究をおし進めた。一方我が国においては、HOMMA (1937) が初めて日本産うどんこ病菌のモノグラフをまとめた。これは当時としては世界に通用する立派な業績で、我が国では、以後このモノグラフに基づいて分類されてきた。一方、1980年代に入る前後から、ヨーロッパ (BRAUN, 1987) と中国 (郑・余, 1987) でうどんこ病菌の分類学的再検討が集中的に始まり、新たな分類体系が提起されてきた。このような海外での新たな分類学的研究を背景に、日本産のうどんこ病菌の分類学的検討は、東京農業大学の野村・丹田らのグループが、また宿主植物を中心としたうどんこ病菌の調査は新潟大学の平田・和田らが研究を継続していた。さらに、野村・丹田らの研究グループは、北海道大学所蔵

の HOMMA の標本を中心に精力的な見直しを進めてきた。それら研究の一部も含めて、大谷 (1988) は「伊藤誠哉日本菌類誌第3巻第2号」の中のウドンコキン目 (*Erysipheles*) として14属166種を記載し、日本産うどんこ病菌の新たな分類学的枠組みを提起した。これは、BRAUN (1987) の提起したうどんこ病菌の分類学的再検討の枠組みを踏襲しており、HOMMA 以来の研究を引き継ぐ重要な集大成であると同時に、分類学的研究の指針を提起している。さらに10年後、野村 (1997) は、上記検討とそれまでに採集した5万余点に及ぶ自らの標本をもとにした「日本産ウドンコ病菌科 (*Erysiphaceae*) の分類学的研究」を著した。HOMMA (1937) のモノグラフ (11属74種) から半世紀を過ぎて、野村のモノグラフでは、14属199種の菌が記載されている (表-1)。HOMMA のモノグラフと比較して、大谷と野村のそれでは、うどんこ病菌の属として最も重要と考えられる *Sphaerotheca*, *Erysiphe* および *Microsphaera* の各属菌の種数が増加している (表-2)。なお、野村 (1997) は、我が国固有の種として、79種が数えられ、これは全種数に対して約40%と高い比率であることを指摘している。

1 閉子のう殻世代の形態的特徴

うどんこ病菌は、閉子のう殻世代の形態的特徴により、属および種に分類される (図-1)。つま

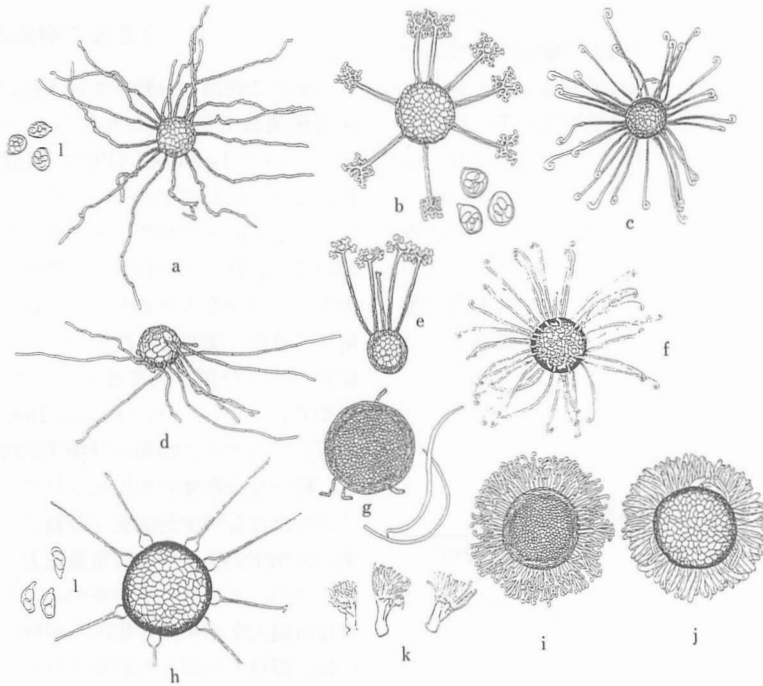


図-1 うどんこ病菌の閉子のう叢世代の形態的特徴の例

a. *Erysiphe*, b. *Microphaera*, c. *Uncinula*, d. *Sphaerotheca*, e. *Podosphaera* f. *Unicinuliella*, g. *Blumenia*, h. *Phyllactinia*, i. *Savadaea*, j. *Typhlodochaeta* (k. *Phyllactinia* の筆状細胞), l. 子のうと子のう胞子 (a, b, c, f, g, h, i, j は子のうが複数個; d, e は子のうが1個である)

り、付属糸の形態（菌糸状、規則的な二又分枝、渦巻く、基部が球形で先端が針状、こん棒状）と閉子のう殻内の子のうが単数か複数かによって、属の分類を行う。さらに、閉子のう殻の直径、閉子のう殻の殻壁細胞の大きさ、付属糸の生ずる位置、付属糸の本数・長さ・基部と先端の太さ・分枝回数・隔壁数、閉子のう殻内の子のうの形態・個数と大きさ、子のう内の子のう胞子の形態・個数と大きさなどの特徴によって、種の分類を行う。

実際に筆者の研究室で行っている手順を示す。まず、罹病葉などから実体顕微鏡下で有柄針を用いて、1/10 規定の KOH 溶液を載せたスライドガラスに、閉子のう殻を1個ずつばらばらに数個乗せる。このときに、閉子のう殻の形成状況（表生する菌叢の中に埋生するかしないか、菌叢上に散生するか群生するか）と閉子のう殻からの付属糸の生ずる位置をチェックしておく。次に、カバーガラスを静かにかけて観察を始める。まず、付属糸の形態と閉子のう殻をつぶして、子のうの個数を観察し、所属する属の見当をつける。属によって観察する項目が少し異なるが、閉子のう殻の直径と付属糸の本数と長さを計測し、ついで顕微鏡で観察しながら、カバーグ

ラスの上から先細にした割り箸の先端で押して閉子のう殻を1個ずつつぶす。そのとき、つぶしながら閉子のう殻内の子のう数を数える。ついで、子のう内の子のう胞子数も数える。その後、子のうと子のう胞子の形態およびそれらの大きさを測定する。また、付属糸の分枝数や隔壁数を計測する。以上の観察結果を、モノグラフの記載と比較して検討し、種の同定を行う。

種の同定・分類は専門的な知識と経験を必要とするが、分類学的検討の入り口を理解することは比較的容易であり、その後の研究に大きく影響する。そこで、BRAUN (1987) のモノグラフを基礎とした、本病菌の分類の枠組みと本邦産菌の属の検索表を以下に示す（勝本, 1992; 大谷, 1988）。また、これらの中の主な属とそれら属の中の種のグループについて、BRAUN (1987), 大谷 (1988) の検索表を参考に、以下に簡単に整理した。

うどんこ病菌科 Erysiphaceae の分類体系 (BRAUN, 1987) :

1 Subfamily Erysiphoideae

菌糸体が外生し、不完全世代が Hyphomycetes の *Oidium* に属する菌類。

- (1) Tribus Erysipheae
 閉子のう殻内に子のうを複数個形成。
 ① Subtribus Erysiphinae
 付属糸が菌糸状で、閉子のう殻に背腹性がない (*Erysiphe*, *Setoerysiphe*, *Blumeria*, *Brasiliomyces*)。
 ② Subtribus Microsphaerinae
 付属糸は、規則的に二又に分枝する (*Microsphaera*, *Medusosphaera*, *Arthrocladiella*)。
 ③ Subtribus Uncinulinae
 付属糸は単条で、先端が渦巻くかかぎ状に曲がる (*Uncinula*, *Uncinuliella*, *Bulbouncinula*)。
 ④ Subtribus Sawadaeinae
 付属糸は二又に分枝しかつ先端部が渦巻き状かかぎ状に曲がる (*Sawadaea*)。
 ⑤ Subtribus Typhulochaetinae
 真の付属糸はなく、閉子のう殻の頂部に棍棒形の特別な細胞*1を生じ、先端は膠質性*2 (*Typhulochaeta*)。

- (2) Tribus Cystotheceae
 閉子のう殻内に子のうを1個形成 (*Cystotheca*, *Sphaerotheca*, *Podosphaera*)。

2 Subfamily Phyllactinioideae

菌糸体が部分的に内生し、不完全世代が Hyphomycetes の *Oidiopsis*, *Ovulariopsis*, *Streptopodium* に属する菌類 (*Phyllactinia*, *Leveillula*, *Pleochaeta*)。

日本産うどんこ病菌科の属の検索表:

- 1 菌糸は宿主植物体上に表生し、吸器を表皮細胞内に入れ、まれに一部の菌糸が宿主組織内に入る。不完全世代が Hyphomycetes の *Oidium* 属に所属する菌類 (Subfamily Erysiphoideae)2
 1 菌糸は一部が宿主植物体上に表生するが、大部分は気孔から宿主組織内に入り、宿主の柔組織細胞中に吸器を入れる (Subfamily Phyllactinioideae)12
 2 閉子のう殻内には1個の子のうがあり、分生子はフィブロンシムを有す3
 1 閉子のう殻内には2個以上の子のうがある5
 3 1 付属糸は先端が規則的に二又に分枝する
 *Podosphaera*
 1 付属糸は菌糸状で、分枝しないかまたは不規則に

- 分枝し、あるいはほとんどこれを欠く4
 4 1 閉子のう殻の殻壁細胞が内外2層からなり、容易に分離する。菌糸の一部は毛状の細胞となる。ブナ科植物に寄生 *Cystotheca*
 1 閉子のう殻の殻壁細胞は2層ではなく分離しない。毛状細胞を生じない *Sphaerotheca*
 5 1 付属糸は閉子のう殻の上部に多数生じこん棒形、その先端は膠質性 *Typhulochaeta*
 1 付属糸はこん棒形ではなく、膠質性でもない6
 6 1 付属糸は菌糸状7
 1 付属糸は菌糸状ではない9
 7 1 付属糸は長短2形あり、長付属糸は菌糸状、無色で、閉子のう殻の赤道面付近から生じ、短付属糸は剛毛状、淡褐色で太く、閉子のう殻の上半分に生ずる *Setoerysiphe*
 1 付属糸は1形のみで、菌糸状、閉子のう殻の基部から生じ、無分枝あるいは不規則に分枝し、しばしば菌糸と絡み合う8
 8 1 分生子柄の基部は球状に膨大し、吸器は手指状の突起を有する *Blumeria*
 1 分生子柄の基部は膨大せず、吸器は手指状の突起を有しない *Erysiphe*
 9 1 付属糸の先端は二又に分枝する。分枝しない付属糸を混じることもある10
 1 付属糸は分枝せず、先端は渦巻き状あるいはかぎ状になる11
 10 1 付属糸は先端部あるいは上部で1~数回規則的に二又に分枝する。分生子は単生 *Microsphaera*
 1 付属糸は二又あるいは三又に分枝し、先端は渦巻き状で、閉子のう殻の上半部に生ずる。分生子は鎖生し、フィブロンシムを有す *Sawadaea*
 11 1 付属糸は長短2形で、短付属糸は鎌形
 *Uncinuliella*
 1 付属糸は1形で長い *Uncinula*
 12 1 菌糸は内生し、不完全世代は *Oidiopsis* 属に所属する
 *Leveillula*
 1 菌糸は一部表生し、不完全世代は *Ovulariopsis* 属か *Streptopodium* 属に所属する13
 13 1 付属糸は、先端が渦巻き状で、閉子のう殻の上半部に多数生ずる。不完全世代は *Streptopodium* 属に所属
 *Pleochaeta*
 1 付属糸は、基部が球状で先端は尖る針状で、閉子のう殻の赤道面から生ずる。不完全世代は *Ovulariopsis* 属に所属 *Phyllactinia*

*1) 真の付属糸ではなく、*Phyllactinia* 属菌の閉子のう殻上部に生ずる筆状細胞に類するとの説もある (大谷, 1988)。

*2) 本菌の付属糸と *Phyllactinia* 属菌の筆状細胞は、水に会うと破裂し、それらの原形をとめないことがある。

主要な属内のグループ分け：

Sphaerotheca 属

① 閉子のう殻の殻壁細胞の大きさが、平均で20 μm以下 (section *Sphaerotheca*)。

② 殻壁細胞の大きさが平均で20 μm以上あるいは一部30 μm以上 (section *Magnicellulatae*)。

③ それらの中間の大きさ。最後のグループは4種知られているだけで、大多数は前二つのグループの菌である。

Podosphaera 属

① 付属糸が閉子のう殻の赤道面から生ずるグループ (section *Podosphaera*)。

② 閉子のう殻の頂部から生ずるグループ (section *Tridactyla*)。

二つに分けられる。

Erysiphe 属

① 分生子は単生し (*Pseudooidium* type), 菌糸上の付着器はこぶし状で、子のう胞子は(2)3-8個 (section *Erysiphe*)。

② 分生子は鎖生し (*Euoidium* type), 菌糸上の付着器は乳頭突起状、子のう胞子は2(4)個 (section *Golovinomyces*)。

③ 分生子は鎖生 (*Euoidium* type) であるが、菌糸上の付着器はこぶし状、子のう胞子は年内は未熟で、越冬前に成熟することはない (section *Galeopsidis*)。③のグループの菌は、4種知られているだけであり、前二つのグループの中間的な菌と考えられている。

Microsphaera 属

① 付属糸の形態が、長くて剛直でなく、先端の二又分枝がルーズな菌 (section *Tricocladeila*)。

② 剛直で先端の二又分枝が規則的でしっかりしている菌 (section *Calocldia* または section *Microsphaera*)。

③ 先端の二又分枝が規則的で長くこん棒状で反り返ることはない菌 (section *Arthrocladia*)。

三つのグループに分けられる。

最後の三つ目のグループは、クコに寄生する菌 *Arthrocladiella mougeotii* (Lev.) VASSILKOV として有名で1種のみである。したがって、大多数は前2者のグループに属する菌である。

Uncinula 属

① 付属糸の先端部が膨大するグループ。

② 膨大しないグループ。

二つに分けられる。

Phyllactinia 属

本属菌の分類は、研究者によって大きく異なる。中国 (ZHENG and CHEN, 1985; 郑・余, 1987) と日本 (大谷, 1988; 野村, 1997) あるいは韓国 (SHIN, 1988) の研究者は、種を細かく分ける傾向があるのに対して、BRAUN (1987) は、大きく分類している。今後、遺伝子解析などの手法により、系統関係を明らかにしたうえで、種の分類を再構築する必要があると考えられる。

2 分生子世代の形態的特徴

最近報告されている新発生のおどんこ病では、閉子のう殻世代が見つからない場合が多く、菌の分類学的位置が明確にできない。閉子のう殻世代が見つからない理由は不明であるが、新病害として記録することは、病原菌の分布、宿主範囲、生活史などを考えるうえで、大変重要である。分生子世代の形態的特徴によるおどんこ病菌の識別については、古くは澤田 (1914) の提言が、最近のものとして、BOESWINKEL (1977, 1980) の詳細な報告がある。筆者も、閉子のう殻が見つからない場合でも、その分生子世代の形態的特徴から、おどんこ病菌の大きな位置を想定するとともに、病害としてのあるいは宿主としての重要性 (AMANO, 1986) などにも注目して報告することを提案したい。なお、従来は、不完全世代の形態のみの記録であっても、過去の文献や欧米の記載に基づき、完全世代の学名を当てることも多かった。しかし、最近では、可能な限り種名を検討し直し、完全世代が確認されていない場合には *Oidium* sp. とし、完全世代の種名も、BRAUN (1987) や大谷 (1988) に従って変更を進めている (岸, 1998)。また、おどんこ病の採集リストとして記録されているものの、菌の形態が不明なものも少なくなく (岸, 1998)、このような場合にも、せめて不完全世代の形態記載が欲しいものである。以下に、おどんこ病菌の分生子世代の形態的特徴について述べるとともに、その報告をする際の記載法について提案したい。

分生子世代の属

おどんこ病菌の分生子世代として、*Oidium*, *Ovulariopsis*, *Oidiopsis* と *Streptopodium* の各属が知られている (図-2, 3)。

Oidium : 菌糸体が表生し、おどんこ病菌科の亜科 *Erysiphodeae* の不完全世代。完全世代が見つかる、*Cystotheca*, *Sphaerotheca*, *Podosphaera*, *Erysiphe*, *Microsphaera*, *Uncinula* などの各属に所属すると考えられる菌。

Oidiopsis : *Leveillula* 属の不完全世代。菌糸体は内部寄生性で、分生子柄は気孔を通して内生菌糸から、まれ

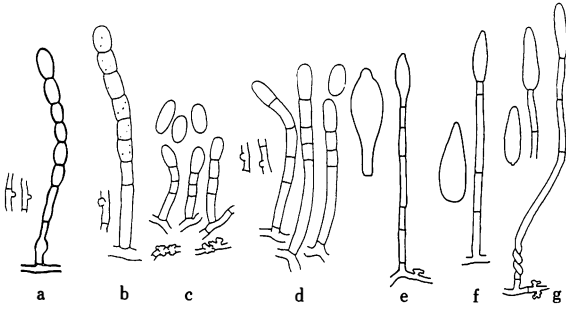


図-2 うどんこ病菌の分生子板の形態的特徴の例
 a. *Blumeria graminis* (鎖生), b. *Sphaerotheca fusca* (鎖生), c. *Erysiphe polygoni* (単生), d. *Erysiphe cichoracearum* (鎖生), e. *Phyllactinia* sp. f. *Leveillula* sp., g. *Pleochaeta* sp.

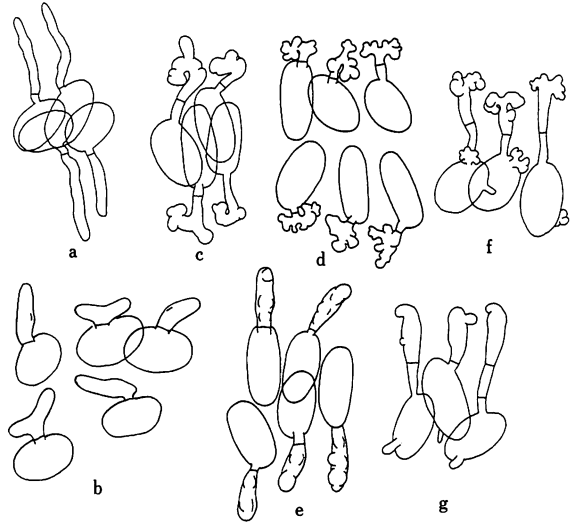


図-3 うどんこ病菌の分生子の発芽管の形態例
 a. *Sphaerotheca pannosa* 型, b. *Sphaerotheca fuliginea* 型, c と d. *Erysiphe polygoni* 型, e. *Erysiphe cichoracearum* 型, f. *Uncinula* 型, g. *Blumeria (Erysiphe) graminis* 型

に表生菌糸から生ずる。分生子は大きく(30~100×10~30 μm),単生する。分生子は primary conidia と secondary conidia の2型がある。

Ovulariopsis : *Phyllactinia* 属の不完全世代。菌糸体は、半内部寄生性。分生子柄は表生菌糸から生ずる。

Streptopodium : *Pleochaeta* 属の不完全世代。菌糸体は内生と表生の二つの型があり、分生子柄は下部がらせん状に渦巻き、表生菌糸状に生ずる。

上記3属の中で、*Oidium* が圧倒的に多いが、さらに詳細な検討を進めるためには、分生子世代の形態の中で特に重要な形質として、①分生子あるいは分生子柄にフィプロシン体を有するかどうか、②分生子が鎖生するか単生するか、③菌糸上の付着器の形態がこぶし状か乳頭突起状か、④分生子の発芽管の形態などについて検討する必要がある。ほかに、分生子柄の Foot-cell の大きさ、分生子柄の基部がまっすぐかねじれるか、分生子柄が菌糸上に直立するのか、菌糸の側面から生ずるか、などが注目されている。さらに、分生子の形態や大きさ、分生子柄および Foot-cell の形態とそれらの大きさや場合によっては菌糸の太さも測定する必要がある。以上、分生子世代から菌の形態的特徴を記載するには、上述の項目についての観察・記載が必須である。

なお、分生子の発芽管の形態は(図-3)、① *Sphaerotheca pannosa* 型、② *Sphaerotheca fuliginea* 型、③ *Erysiphe cichoracearum* 型、④ *Erysiphe polygoni* 型、

表-3 うどんこ病菌の分生子世代の形態と完全世代の各属との関係

発芽管の形態	フィプロシン体	分生子柄	菌糸上の付着器	相当する完全世代の属
<i>Sphaerotheca pannosa</i> 型	有	鎖生	わずかな膨らみ	<i>Sphaerotheca</i> section <i>Sphaerotheca</i>
<i>Sphaerotheca fuliginea</i> 型	有	鎖生	わずかな膨らみ	<i>Sphaerotheca</i> section <i>Magnicellulatae</i>
<i>Erysiphe cichoracearum</i> 型	無	鎖生	乳頭突起状	<i>Erysiphe</i> section <i>Golovinomyces</i>
<i>Erysiphe polygoni</i> 型	無	単生	こぶし状	<i>Erysiphe</i> section <i>Erysiphe</i> , <i>Microsphaera</i> , <i>Uncinula</i>
<i>Uncinula</i> 型	無	単生	こぶし状	<i>Uncinula</i>

⑤ *Uncinula* 型に類別される(平田, 1942, 1955)。これらの中で、*Erysiphe polygoni* 型は、発芽管先端部の付着器がこぶし状を呈するが、比較的単純なものから複雑なものまで種々である(平田, 1955; Sato, 1980)。*Uncinula* 型は、*Uncinula* 属菌のものに特徴的であるが、*Uncinula* 属菌の中には *Erysiphe polygoni* 型の発芽管を生ずるものも多い。

これまで述べてきたことから、具体的な事例を考えてみたい。分生子世代の形態的特徴から、「*Erysiphe polygoni* 型の *Oidium* sp.」という場合には、通常はフ

イブロン体を欠き、分生子は単生し、発芽管の形態が *Erysiphe polygoni* 型であり、完全世代が見つかるとしたら、*Erysiphe* section *Erysiphe* か *Microsphaera* か *Uncinula* に属する菌と考えられ、少なくとも *Sphaerotheca* や *Podosphaera*, *Sawadaea*, *Phyllactinia*, *Leveillula* には属さないことを意味している。このような観点から、分生子世代の形態的特徴を表-3に整理した。上記の例は、発芽管の形からでは、*Erysiphe* section *Galeopsidis* の可能性もあるが、この菌は分生子が鎖生する点で異なる。

なお、BRAUN (1987) は発芽管の付着器ではなく菌糸上の付着器の形態を重視しているが、それぞれの付着器が形態的にどの程度よく一致するのかは、必ずしも明確にされていない。しかし、筆者は、今までの経験から両者がよく一致していると考えている。

III 最近話題になったうどんこ病

最近のうどんこ病の新発生に関する報告の中で、シクコンカスミソウでの発生は、衝撃的であった。それは、本宿主がナデシコ科という我が国では今までうどんこ病が発生していなかった科に属する植物であること、広島県と福島県という離れたところで同時に発生したためである。なお、北米でも最近になって、同じナデシコ科のカーネーションにうどんこ病が大発生し問題となっている (SAENZ, 1995)。我が国での本病に関する、病原菌の宿主範囲や突発的な発生要因の解明など、試験・調査を継続的に進めて欲しいと願う。最近話題になったうどんこ病としては、多発している新発生うどんこ病を取り上げるべきかと思うが、ここでは、うどんこ病の分類学的課題とかかわる話題に注目し、筆者が多少でもかわりを持ったイチゴ、パセリ、デルフィニュームおよびトマトうどんこ病を取り上げたい。

1 イチゴうどんこ病

我が国では昭和7年 (1932年) から知られていた (堀, 1932) が、最近まで閉子のう殻世代が発見されなかった。1996年、NAKAZAWA and UCHIDA は、温室内でイチゴ上に閉子のう殻を発見し、本病菌を *Sphaerotheca aphans* (Wallr.) BRAUN var. *aphans* と同定した。この研究は、閉子のう殻世代を発見し、本病菌の分類学的所属を明確にしたことで重要であるが、本菌の生活史の解明、あるいは閉子のう殻の形成条件の解明のための材料としても重要な報告と考えられる。つまり、古くから発生していたうどんこ病菌が、なぜ今になって閉子のう殻形成が発見されたのか、あるいはヘテロタリックである本菌が性的隔離を背景として閉子のう殻形成が阻害さ

れているとしたら、どれくらい距離的に離れた菌株で閉子のう殻の形成が可能であるのか、そして生活史の中での閉子のう殻世代の役割などは、興味深い課題である。なお、本病菌の生活史に関しては、最近バラ科の野草 (シロバナヘビイチゴやミツバツチグリ) 上の菌とのかかわりも論議され (内田・中澤, 1998)、今後薬剤耐性菌を利用した栽培イチゴと野生植物との間の行き来の明確な証明がなされる可能性が考えられる。

2 パセリうどんこ病

我が国では、1989年、都崎・十河が、香川県での発生を初めて報告した。その後、筆者は、埼玉県と千葉県での発生を確認している (未発表)。しかし、まだ閉子のう殻世代は発見されておらず、菌の分類学的検討は進んでいない。パセリと同じ科に属するニンジンには従来から *Erysiphe heraclei* DC. の発生が知られており (我孫子, 1976)、最近では同じ科のアシタバで *Erysiphe polygoni* 型に属する *Oidium* sp. の発生が報告された (佐藤ら, 1997a)。*E. heraclei* は、セリ科植物に特異的に発生し、野生のヤブジラミ、シラネセンキュウなどにも発生することから、パセリ上の菌も本菌と深いかわりがあると考えられる。都崎・十河 (1989) は、パセリ上の菌が、ニンジンとヤブジラミに寄生性を有することを確認しているが、パセリうどんこ病の伝染環を解明するためにはさらに広範な検討が求められる。なお、同様な課題として、デルフィニュームやランタンキュラスなどキンポウゲ科植物に特異的に発生する菌 *Erysiphe aquilegiae* DC. var. *ranunculi* (Grev.) ZHENG and CHEN (佐藤ら, 1993, 1994) の宿主範囲に関する検討も重要である。このような寄生性に関する検討は、我孫子 (1978, 1982a, b) や遠藤 (1989) のウリ科植物うどんこ病菌を対象とした広範な研究以後行われておらず、今後の重要な課題である。

3 トマトうどんこ病

トマトうどんこ病菌としては、*Erysiphe cichoracearum* DC. (平田, 1956) と *Leveillula taurica* (Lev.) ARNAUD (斉藤・倉田, 1974) のほかに、*Erysiphe polygoni* 型の菌 (和田・平田, 1977; 佐藤, 1991) が知られている。これらの中で、*Erysiphe polygoni* 型の菌は注意が必要であると考えている。それは、1996年筆者らは、富山県内の一つの温室内で同じ時期にトマト、*Datura stramonium*, ランタンキュラス、キュウリ、ダイズの科を異にする5種類の植物に、本菌によると考えられるうどんこ病の発生を認めたからである (佐藤ら, 1997b)。さらに、これら5種類の植物上の菌のほか、三重県産のタバコ、富山県産のミニトマト上の菌を

併せて rDNA・ITS 領域の塩基配列を解析した結果、100%の相同性が得られ、これら菌は同一か相互に極めて近縁な菌と考えられた。さらにサラシナショウマ、センニンソウ、タケニグサ、アジサイ上の菌と、いずれも 99%以上の相同性を有し、かつ系統樹上で単系統のクラスターを形成した。今回富山県で発生した菌は、そのクラスターの中で最も新しく分化した可能性があり、科のレベルを超えて広い範囲の植物に宿主範囲を拡大しつつある菌の存在が示唆された（高松・佐藤, 1997）。トマトうどんこ病菌に関しては、オランダでも、トマト上の菌が多犯性で、育種上大きな問題となっている（HUANG et al., 1988）。

IV 今後の課題

最近、新発生のうどんこ病に関する報告が多いが、その多くは閉子のう殻世代が発見されず、分生子世代の形態的特徴から *Oidium* sp. とされている。また、うどんこ病発生の記録として、菌の形態記載がないままに宿主植物のリストとしてのみ記録されていることも多く、分類学的所属を明確にしていない菌も多い。したがって、菌の分類学的位置を明らかにするうえで、閉子のう殻世代の発見は重要な課題である。一方、もし閉子のう殻世代が見つからない場合でも、今までにその植物上で、菌の形態記載がなされていない場合には、分生子世代の形態記載を行うことは重要である。そうでないと、発生しても何ら記録されずに埋もれてしまうからである。先にも述べたように、うどんこ病菌の分布、宿主範囲、生活史などを考えるうえで、分生子世代の形態だけでも記録にとどめておくことは、大変重要であることを、ここでも重ねて強調しておきたい。

ところで、近年の分子生物学の発達により、特に rDNA の塩基配列を解析することで、各種生物の系統進化を明らかにする研究が急速に進められている。人工培養できないうどんこ病菌は、解析に必要な十分な量の核酸を得るのが困難なため、解析事例は極めて少なかった。しかし、高松らの研究グループは、PCR 増幅とダイレクトシーケンシング法を改良し、うどんこ病菌の rDNA の塩基配列の解析を可能にした（HIRATA and TAKAMATSU, 1996）。現在、彼らの研究グループによって、本病菌の系統進化に関する研究が、精力的に進められている（TAKAMATSU et al., 1998）。それら研究成果は、今後うどんこ病菌の分類学的体系化に取り入れられ、利用されるであろう。つまり、分子生物学的研究によって得られた相互近親関係を示す系統樹を参考にして、閉子のう殻世代と分生子世代の形態的特徴あるいは形質の再

評価を行うことで、どの形質がより重要な形質か、あるいは派生的な形質かを再認識し、うどんこ病菌の系統分類学的枠組みの構築に大きく貢献すると考えられる。現時点では、分生子世代の分生子が鎖生か単生か、あるいは *Podosphaera* 属菌の付属糸が閉子のう殻の赤道面から生ずるか頂部に生ずるかは、系統進化的にかなり重要な形質と考えられるなど、重要な知見が示されている。

一方で、遺伝子解析が可能になったことを背景として、うどんこ病菌の分類学的課題の掘り起こしが行われている。つまり、ヤブマメやメドハギに発生する *Erysiphe glycines* TAI の 2 変種のように閉子のう殻の形態的特徴から、近縁と考えられていたうどんこ病菌が、系統樹上大きく異なることが示された（佐藤ら, 1995）。また、ミズキ類植物に発生する *Microsphaera pulchra* COOK & PECK の 2 変種は、最近一種に統合された（BRAUN, 1987）が、分生子世代の形態的特徴（発芽管の形態と分生子の大きさ）と、rDNA の ITS 領域における PCR-RFLP による解析の結果、この 2 変種は明確に分けられることが示された（佐藤ら, 1997b; SATO et al., 1998）。さらに、ウリ科やキク科植物に発生する多数の *Sphaerotheca fuliginea* (Schl.) Poll. sens. HOMMA を対象とした系統解析が行われ、個々の菌の系統関係は、我孫子によって示された寄生性の分化を反映していることが示されている（平田ら, 1997; 平田ら, 1998）。今後、これら遺伝子解析によって得られた成果が、本病菌の分類学的課題の解明、あるいはさらに生態的課題の解明に大きく貢献するものと思われる。

最後に、診断が容易なうどんこ病でもさらに詳細な検討が必要である例を示したい。これまでハリエンジュに発生するうどんこ病菌として、*Microsphaera robiniae* TAI (section Trichocladiella) が知られていたが、筆者ら（1996）は、北海道で、その菌とは付属糸の形態が全く異なる我が国初産の *Microsphaera subtrichotoma* BRAUN (section Calocldia) をハリエンジュ上で認めた。後者の菌は、BUNKINA（1978）が極東のシベリアでハリエンジュ上の *Microsphaera robiniae* TAI として報告したものを、後に BRAUN（1985）が新種とした菌である。筆者らの報告が 2 例目であるが、二つの菌の分布に注目したい。ところで、この数年来、刈り込まれた後にひこばえとして生育したハリエンジュ葉上にうどんこ病が葉一面に発生している例を見るが、毎年観察しても閉子のう殻の形成を認めない。本病はいずれの菌によるのか明らかにできない。

なお、三重大学の高松 進博士と筆者の共同ということで、学会出版センターと著者の天野幸治先生の了解を

いただき、世界のうどんこ病菌の寄主植物とその地理的分布の一覧表およびそのベースとなった文献一覧 (K. AMANO, 1986. Host range and geographical distribution of the powdery mildew fungi, Japan sci. Soc. Press, Tokyo, 741 pp.) をデータベース化した。これは三重大学のホストコンピュータ (<http://sansui.bio.mie-u.ac.jp/seisan/byori/download.html>) からダウンロードできるので、ご利用いただきたい。今後、可能な限り改訂していきたいので、ご協力をお願いしたい。

本稿を終えるにあたり、長年うどんこ病研究に関してご指導・ご鞭撻を賜った新潟大学名誉教授天野幸治博士、また研究活動に多大なご指導とご鞭撻とご協力を賜り、本稿に際しても、ご指導・ご助言をいただいた東京農業大学教授小林享夫博士、長年にわたって共同研究にお付き合いいただいている東京都専門技術員堀江博道博士、三重大学助教授高松 進博士に厚くお礼申し上げます。

引用文献

- 1) 我孫子和雄 (1976) : 日植病報 42(4) : 491~493.
- 2) ——— (1978) : 同上 44 : 612~618.
- 3) ——— (1982 a) : 野菜試報 A 10 : 57~62.
- 4) ——— (1982 b) : 同上 A 10 : 63~67.
- 5) AMANO, K. (1986) : Host range and geographical distribution of the powdery mildew fungi, Japan sci. Soc. Press, Tokyo, 741 pp.
- 6) BLUMER, S. (1933) : Die Erysiphaceen Mitteleuropas, mit besonderer Beruck-sichtigung der Schweiz. Beitr. Kryptogamenflora der Schweiz. VII(1), 483 pp.
- 7) ——— (1967) : Echte Mehltaupilze (Erysiphaceae). Ein Bestimmungsbuch fur die in Europa vorkommenden Arten. Gustav Fischer, Jena, 436 pp.
- 8) BOESWINKEL, H. J. (1977) : Rev. Myc. 41 : 493~507.
- 9) ——— (1980) : Bot. Rev. 46(2) : 167~224.
- 10) BRAUN, U. (1985) : Mycotaxon 22(1) : p 90.
- 11) ——— (1987) : A monograph of the Erysiphales (powdery mildews). Nov. Hedwigia Heft 89 : 1~700.
- 12) BUNKINA, I. A. (1978) : Mucnisto - rosjanje griby (sem. Erysiphaceae) Dal'nego Vostoka. Vladivostok, p 90.
- 13) 遠藤忠光 (1989) : 福島農試特別研究報告 5 : 1~106.
- 14) HAUNG, C. et al. (1998) : 7th International Congress of Plant Pathology, Abstracts 2 : 2. 2. 18.
- 15) 萩原 廣 (1998 a) : 植物防疫 52(1) : 31~40.
- 16) ——— (1988 b) : 同上 52(6) : 260~263.
- 17) 平田幸治 (1942) : 千葉高園学術報 5 : 34~48.
- 18) ——— (1955) : 新潟大農学術報 7 : 24~36.
- 19) ——— (1956) : 日植病報 21 (2, 3) : 88.
- 20) 平田哲也ら (1997) : 日本菌学会第41回講演要旨集 : 39.
- 21) ———ら (1998) : 日植病報 64(4) : 342 (講要).
- 22) HIRATA, T. and S. TAKAMATSU (1996) : Mycoscience 37 : 265~270.
- 23) HOMMA, Y. (1937) : Erysiphaceae of Japan. J. Fac. Agric. Hokkaido Imp. Univ. 38 : 183~461.
- 24) 本間善久 (1981) : 四国植防 16 : 43~69.
- 25) 堀正太郎 (1932) : 実際園芸 12(6) : 502~505.
- 26) 堀江博道・小林享夫 (1983) : 東京都農試研報 16 : 195~224.
- 27) JACZEWSKI, A. A. (1926) : Karmannyj opredelitel' gribov, II. Mucnisto~rosjanje griby. Leningrad. 626 pp.
- 28) 勝本 謙 (1992) : 小林享夫ら, : 「植物病原菌類図説」, 全農協, 東京, 685 pp.
- 29) 岸 国平 (1998) : 日本植物病害大辞典, 全農協, 東京, 1275 pp.
- 30) NAKAZAWA, Y. and K. UCHIDA (1998) : Ann. Phytopathol. Soc. Japan 64 : 121~124.
- 31) 野村彦彦 (1997) : 日本産ウドンコ菌科の分類学的研究, 養賢堂, 東京, 281 pp.
- 32) 大谷吉雄 (1988) : 伊藤誠哉日本菌類誌第3巻第2号, 養賢堂, 東京, 156~308 pp.
- 33) 大野啓一郎 (1975) : 植物防疫 29(8) : 310~313.
- 34) ——— (1984) : 神奈川林試研報 10 : 5~11.
- 35) POLLACI G. (1911) : Monografia delle Erysiphaceae italiane. Atti Inst. Bot. Univ. Pavia, Ser. II 9 : 151~180.
- 36) 斉藤 正・倉田宗良 (1974) : 日植病報 40(3) : 171 (講要)
- 37) SAENZ, G. S. et al. (1995) : Plant disease 79(3) : 320.
- 38) SATO, Y. (1980) : Trans. Mycol. Soc. Japan 31(3) : 289~300.
- 39) 佐藤幸生 (1991) : 北陸病虫研報 39 : 113 (講要)
- 40) ———・望月正巳 (1989) : 同上 37 : 67 (講要).
- 41) ———・野澤彰夫 (1988) : 日菌報 29(4) : 437~440.
- 42) ———ら (1995) : 日本菌学会第39回大会講演要旨集 : 66.
- 43) ———・坂田さと子 (1996) : 日本菌学会第40回大会講演要旨集 : 19.
- 44) ———ら (1996) : 日植病報 62(3) : 264 (講要).
- 45) ———ら (1997 a) : 関東東山病虫研報 44 : 35~38.
- 46) ———ら (1997 b) : 日植病報 63(6) : 525 (講要).
- 47) SATO, Y. et al. (1998) : 7th International Congress of Plant Pathology Offered papers Abstracts vol 2 : 2. 2. 37.
- 48) 澤田兼吉 (1914) : 台湾農試報 9 : 1~102.
- 49) SHIN, H.-D. (1988) : ソウル国立大学大学院博士論文, 305 pp.
- 50) 高松 進・佐藤幸生 (1997) : 日植病報 63(3) : 206 (講要).
- 51) TAKAMATSU, S. et al. (1998) : Mycoscience 39 : 441~453
- 52) 都崎芳久・十河和博 (1989) : 四国植防 24 : 47~50.
- 53) 植松清次・萩原 廣 (1993) : 植物防疫 47(2) : 69~72.
- 54) 和田久美子・平田幸治 (1977) : 新潟大農学研究報告 29 : 77~114.
- 55) ZHENG, R. and G. CHEN (1981) : Sydvia 34 : 214~327.
- 56) 郑・余 (1987) : 中国真菌志, 科学出版社, 北京, 中国, 552 pp.